果樹異交授粉及自交不親和性之特性

許 圳 塗

國立台灣大學園藝系

授粉及受精作用是爲著果之先決條件，除少數單爲結果作物如香蕉、鳳梨及無籽葡萄或甜橙之一些品種外，若授粉及受精失敗，或退化胚發生，則會造成果實發育中止及早期落花落果等現象。在多種子之果樹，其果實大小、重量及果型等性狀往往與胚珠之受精率或正常胚數有密切之關係。故授粉前及授粉後（post-pollination）兩步驟之生殖特性認識與管理對果實生產及品種改良至爲重要。任一新果樹種之發展利用，或舊品種移栽至新環境，皆需試驗測定其異交率及親和性程度，以確保生產及產量之穩定性。

一、異交授粉系統

果樹類生長基本特性爲多年生木本植物，幼年期性長，實生苗至成年期至少需3至5年。異交生殖系統促成遺傳組成呈高度異質性(heterozygosity)，族群個體間遺傳亦爲非均一性（heterogeneity)。栽培種大多爲利用無性繁殖均一性之營養系，縮短幼年期及固定遺傳屬性。生殖生長依自然授粉習性，可歸類爲自交、異交、及常異交授粉作物，而果樹除桃、油桃、杏及桃金孃科外，大多爲異花授粉(cross pollination）作物。異交育種其主要目的爲提供基因質交流管道，維持其遺傳歧異性及生長優勢，並增强對變動環境之適應性及可塑性，有利多年性木本植物之生長與生存，同時造成豐富之基因質，更可充實作物種之種質(Moore等1991）。異花授粉之模式依作物種而不同， 分別由花器構造與機能性，花性分配可遺傳控制之不親和性及雄不稔等途徑，以避開或排拒自家之花粉(Frankel 1977)。其中雄不稔性在果樹較少被利用，桃有少數栽培種屬之。異花授粉方式在花粉利用上並非很經濟，因此要借重發達之雄蕊或高比率雄花產生巨量花粉，並賴有效授粉媒介如昆蟲及風等輔助之。果樹在授粉前欲避開自花授粉，主要以花性配置達成空間及時間之隔絕作用，其時空隔絕花粉傳遞可歸類分爲下列幾型：

(一)雌雄異株(dioecious plant)

遺傳控制性表現分有雄株及雌株，在裸子植物果樹如白果（Ginkgo biloba）及香榧（Torreya grandis)便屬雌雄異株型，幼年期性很長，風爲主要傳粉媒介。重要果樹如獼猴桃(Actinidia chinensis）、木瓜、開心果(Pistacio vera），單子葉之椰棗(Phoenix dact-

ylifera)及沙勞椰(Salacca edulis)等亦呈雌雄異株性表現。此性別隔離直接造成有效異花授粉，但對族群之生存與分佈並非最有利。遺傳上雌雄異株大多沒有明顯標誌性染色體或性聯性狀、於幼年期仍無法檢定出其性別，在栽培上仍利用無性繁殖控制其雄株比例。棗椰子能產生大量花粉，藉風媒介達成授粉目的，每 100雌株只要2－3雄株當授粉樹，而木瓜或獼猴則以5比1分配。雌雄異株特性在植物種內乃具變異之可塑性，木瓜在族群則可分離出雄株、雌株及雌雄同花株，此混合性株群稱之三性異株(tridioecious)，栽培種則漸以選拔出之完全花株(hermaphrodite)所取代，在育種上可採用完花株自交或互交，子代得 1 ： 2 雌株與兩性花株，是為雌性兩性異株(gynodioecy)，前者果實圓型，後者呈梨型。若完全花株與雄株雜交，分離為三性異株(Samson 1982)。雌雄異株之獼猴桃亦可能表現兩性花，指結實雄株(fruiting male)，果實較小，或雌花產生有效花粉，自花授粉可結實，皆屬不穩定單性株。但在A.arguta "Issai"則為完全花品種，不需授粉樹(Ferguson 1991)。

(二)雌雄異花同株(monoecious plants)

以單性花表現，雌雄單性花分別出現於同一植株。堅果類樹如榛子 (Corylus heterophylla)、中國栗子(Castanea mollissima)、美洲胡桃(Carya pecan)核桃(Juglans regia)等屬雌雄異花同株，雄花小而多，聚生呈葇荑花序(catkin)(Westwood 1978)。成年核桃樹可出現5000個葇荑花序，各可產生百萬粒以上花粉，花粉活力為25%左右，雄花序比雌花朵數約多7－8倍。以榛子而這花粉大小只0.03mm，適合風媒傳送，每一雌配子估算可分配到25萬粒花粉。堅果類產生龐大花粉提供異交，另有授粉後多種認定系統配合，來限制自交之花粉。油椰子(Elaeis guineensis)及可可椰子(Cocos nucifera)其穗狀花序(spike)有30－35小穗，每一小穗產生250－300雄花，只有少數一兩個雌花位於基部，雌花表現在5－6月要比9-10月時為高。可可椰子矮生種為可自交，高株種則為異交。其它如松子(Pinus spp)、硬皮桔(Aegle marmelos)、橡皮樹(Hevea brasiliensis)及黑莓等亦屬異花同株。油柑(Phyllanthus emblica)在結果枝基段產生雄花，少數雌花位於頂段，雌雄花比1：300，但受環境因子影響每年會更變(Bajpai 1990)。

(三)混合花性型

在熱帶及亞熱帶果樹如芒果、荔枝、龍眼及腰果(Anacardium occidentale)等，為頂生圓錐花序(panicle)，小花數目多，同時出現雄花及完全花，此稱之雄性兩性同株(andromonoecious)。龍眼之圓錐花序則組合有具機能之雄花、雌花及完全花，此稱之三性同株(trioecious)。芒果花序小花數目依品種而定，多達788-9020朵，以雄花居多，完全花表現受品種及環境因素影響，完全花佔1-36%，著果率13－28%，實際上能達成熟者為在 1%以下，其以蠅類為主要授粉媒介(Bose 及 Mitra 1990)，有些品種呈自交不親和性。腰果花序小花數200-1600朵，完全花佔0.45－24.9%，著果率3－9%，最高者可達12%，開花期長達85天，依時分雄花相、混合相(69天)及第二雄花波段(13天)。以上幾類型果樹兼具有隔

年結果之習性。芭蕉屬為穗狀花序，基段為雌花，中段為中性花，頂段為雄花，雄花幾呈無限型。三倍體種雖然配子不稔性，但具單偽結果習性，基段10－15果手之子房能肥大為果實。兩倍體原種尖蕉及拔蕉因能形成未減數配子及異花授粉，造成自然種間雜種及多倍體種非常豐富，包括有 AB、AAA、AAB、ABB及、ABBB等基因組，雖具不同程度可稔性，但仍以單為結果為主。紅毛丹(Nephelium lappaceum)性表現有雄株及完全花株，此稱之雄性兩性異株（androdioecy），因無性繁殖操作在栽培種中雄株很少見到(Bose and Mitra 1990）。無花果(Ficus carica)為隱頭花序，花托內凹甕狀，內含小花數可達 2000－2800，雄花在上端，雌花在下，需小腰蜂當授粉媒介。其單性花另分有雄、雌、蟲癭花及中性花。Smyrna無花果則為全雌花，而Caprifig則為兩單性花併生，栽植Smyrna需要混栽 5%左右caprifig，有些品種為單偽結果，則不需caprification。柿子(Diosyros kaki)則依品種有呈雌雄異花同株或混合性株等。

(四)雌雄異熟(dichogamy)

有些果樹雖為完全花，但其雌雄蕊成熟期並不一致，因此在機能上像單性花，此時間隔離亦促成其異交授粉作用。如酪梨（Persea americana）早上開花雌蕊成熟具接受能力，晚上閉合，第二天中午再開放，雄蕊成熟釋放花粉，此成熟次序稱之雌蕊先熟（protogynous）。此在番荔枝Annona spp亦有呈雌蕊先熟特性。酪梨及番荔枝有些品種另具有自交不親和性，由時間隔開加上遺傳排拒作用，具雙重性避免自交之功能。反之有些具完全花之果樹，如昆士蘭栗子（Macadamia integrifolia）及人心果（Achras zapota)等有些品種，則雄蕊則比雌蕊早熟。花藥在開花前1－2天便開裂，但雌蕊在開花後才成熟，此並非眞正閉花授粉，稱之雄蕊先熟（protandry)，另亦有自交不親和性之現象，欲穩定產量，則需檢定並選擇適當之授粉樹種。雌雄異花同株之歐洲胡桃，兩單性花之間花亦有異熟現象，其成熟步調會因生態地理而會有所更動，在栽培則宜選用雄花先熟品系為授粉樹（Westwood 1978)。榛子大部份栽培種為雄蕊先熟，在雌花開放前一個月便可釋放出花粉，少數品種為雌蕊先熟，但可授性能維持2－3個月。另一類完全花雌雄異長，此構造特性不便於自交，而偏向異花授粉。

二、自交不親和性

花性時空之隔離及授粉媒介之配合，有助異交，但未定不會自交。完全花則自花授粉機會更大，為確保異交除雌雄異熟及異長外，在授粉後另有主動辨認系統管制自交之發生。

授粉後雄配子體與孢子體之雌蕊組織發生一系列的辨認作用，若同株或異株帶有相同基因型之花粉，則會主動被辨認出，抑制其發芽或限制其花粉管生長，使雄配子無在法有效期間內到達胚珠完成受精作用。完全花產生正常兩性之配子，自交無法受精，選擇性限制某些配子的交配能力，或抑制結合子形成與發育，此現象稱之自交不親和性（self-incomatibility）。與前所提花性時空隔絕模式，兩者同樣為促進異交，及避免因自交或近親生殖而引

起自交弱勢，以保持遺傳背景之異質結合性，及增强其適應力。但性別時空配置是為機械隔絕特性，未定具自交不親和，而不親和性屬遺傳控制，主動排拒自家之花粉。雌蕊能分辨不同型花粉，其對種間或遠緣性之相關種，所產生之認定排拒作用，另稱之為非認同親和性（incongruity)。種內或種間之不親和性性狀，廣被利用於雜交種子生產，但在負面上則成為栽培生殖障礙。若欲穩定果實生產，則宜注意配置親和性之授粉樹，加强授粉媒介利用，避免單一營養系栽植，以可親和混合系為佳，另為育種改良，引用或誘變自交親和之性狀。

(一)自交不親和性類型

授粉後雄配子體與雌蕊之辨識作用決定親和與否，為由少數基因控制之遺傳性狀，禾本科或甜菜分別由2及4個基因座參予。大多數作物自不親和性與一主要S基因座有關，每一作物種其S基因存有許多變異之交替型，即所謂S複等位基因（multiple alleles），若雙方等位基因相同，則花粉無法生長，故自交的花粉全會被抑制，營養系株間授粉亦等於自交而不親和，而族群個體間若帶相同等位基因亦為不親和。不親和性依認定作用交感反應之遺傳模式可分為下列幾型（deNettancourt 1977, Seavey and Bawa 1986）：

1.配子體型不親和性（gametophytic incompatibility）

親和性決定於雄配子體即花粉之基因型，若花粉與雌蕊其一S等位基因相同則被排拒無法生長、故自交全不親和，異交則視其個別花粉之基因型而定。一作物種之族群內S基因交替型愈多，則雜交親和組合率愈高。例$S_1S_2 \times S_2S_3$其正反交得到後裔分別為S_1S_3，S_2S_3及S_1S_2，S_1S_3，沒有同質結合基因型，回交時各1／2與父本不親和。從一些作物親和性之反應， Mulcahy及Mulcahy（1983)提出配子體型為多基因控制，異型優勢促進花粉管生長，而呈親和性。最新澳洲Clarke研究群，深入研究茄科作物，顯示S基因座是為親和認定主要基因。配子體型不親和性普遍發生於薔薇科果樹，如甜櫻桃，日本李（*P. salicina*）另杏、梨及蘋果有許多品種為自交不親和性。芸香科之萊姆及葡萄柚及Hassaku種亦具不親和性現象(Yamashita 1980)。番荔枝科及鳳梨科或棗子(*Zizyphus jujube*)呈自交不親和，後者自交結實率在 8%以下，反之雜交則可達50%以上，或可稱之不完全自交不親和，此在梨亦有此特性。果樹配子體型不親和性遺分析較久缺，若有完整種原，採用體外檢定取代後裔分析則甚為快速，甜櫻桃依Knight（1969）指出有 6種S等位基因型。甜櫻桃及蘋果藉誘變獲得自交親和變種，經雜交利用而選育出自交親和商業品種（Lapins 1974, Campbell及 Lacey 1982）。

2.孢子體型不親和性（sporophytic incompatibility）

不親和性之表現決定於花粉親之基因型。自交完全不親和，雜交若花粉親其一等位基因與雌蕊具相同，則其所產生之花粉會全被排拒，與各別花粉之基因型無關，此等於雙方孢子體間接作用。但由於基因座內之交感作用而會有共顯性及顯隱性關係，此可能發生於單親或雙親，故認定反應依作用的基因型而決定雜交親和與否。孢子體型不親和性以十花科作物為

最典型例子，單以蕓苔屬就有50種以上之等位基因型，可有效利用人工克服不親和性，並廣應用於雜交一代種子生產。木本植物西番蓮科相關種亦普遍發生，黃百香果（P. edulis. f.flavcarpa)，從少數品系中分析有四種交替型（Ho and Shii 1986）。紫百香果(P.edulis）有些品系為自交親和，茵紫果種雜交經由農試所選育出台農一號為豐產自交親和品種。相關種如藍冠西番蓮及紅西番蓮（P.coccinea）亦呈孢子體型不親和性。樺木科之榛子屬（Corylus)亦屬之，依Thompson氏等（1988）分析S基因座，其交替型已檢定有22種，共顯性或顯隱性可能發生於雄配子體，柱頭則呈共顯性。

3.異型不親和性（heteromorphic incompatibility)

有一百多屬的植物其花器呈現有雌蕊異長之特性，分有雙型柱（distyly)及三型柱，以前者較為普遍，雌雄蕊異長由於空間分配有助媒介授粉造成異交，但未定為自交不親和性。但在連翹（Forsythia)及報春花等雌蕊異型與不親和性呈相關連，不親和性受單一基因座所控制，具有兩種交替型。雙柱型之長花柱短花絲者，稱之 pin型，其基因型設為隱性同質結合ss。而短花柱長花絲者，稱thrum型，為異質結合呈Ss基因型。兩型自交皆不親和，但雜交為親和，親和性決定不在配子基因型，一般歸之為孢子體型交感反應。Bawa及 Beach（1983）廣泛調查熱帶茜草科木本植物有14種呈雙型柱，其中 9種為自交不親和，基本上屬單基因座兩基因型，短柱型自交為柱頭抑制，而長柱為花柱抑制，互交以長柱當母本其親和性比反交為強。

(二)不親和性與組織細胞學關係

雌蕊具分辨不同型花粉之能力，雄配子體與雌蕊發生一系列交感反應，不親和花粉可能會被抑制於柱頭、花柱、胎座或胚珠內，其抑制位置與雌蕊組織特性及環境因素有相關連（deNettancourt 1977, Dumas等1984, Gaudi等1987）。

雌蕊柱頭之絨毛組織及花柱之引導組織（transmitting tissue)為非常重要腺體細胞。柱頭表面著生絨毛（papillae），分有單胞型、游離單胞型、單列型及複列型。絨毛為代謝活躍之腺體細胞，其外分泌物組成因作物而不同，主要包含有脂肪、醣類、蛋白質及酚類，提供吸著花粉及發芽所需之養水份，抗菌並參予認定作用（Sedgley 1983）。由外分泌物物化性質，可將柱頭分為乾性及濕性兩型。柱頭及花柱內部有特殊構造的組織，提供花粉管生長並參予辨識作用，稱之引導組織。依作物種分為實體型（solid type），引導細胞間隙大，充滿外分泌之基質（Nakanishi等 1991），實體型者可能為濕性或乾性柱頭。另一為中空型（hollow type)，棕梠科棗椰及百合科作物空腔外圍由腔管細胞（canal cell）所包圍，為活躍之腺體細胞。番荔枝之空腔則密生絨生，兼具分泌功能及導引作用（ Vithanage 1984）。若引導組織為空腔型者，則其柱頭大多呈濕型，但亦有例外如番紅花則為乾性柱頭。

1.孢子體型不親和性

孢子體型不親和性作物大多屬乾性柱頭，如西番蓮科及十字花科植物其絨毛為多列細胞

組成，絨毛外層包覆薄膜之蛋白質層(pellicle)，內爲角質層。孢子體型者其花粉爲三核型居多（deNettancourt 1977）。百香果授粉後半小時，若親和性便發芽，花粉管由絨毛同心圓排列細胞間隔中央穿入，而非沿絨毛表面伸長， 1.5-2小時便能經絨毛中腔進入柱頭引導組織。不親和之花粉，發芽困難，絨毛出現環狀螢光callose 物質，即使發芽，則花粉管很難超越絨毛2／3位置，且花粉管終端膨大。每一絨毛提供一花粉管生長，花粉與絨毛一對一配對辨識 ，有助確保異交 (Ho and Shii 1986)。由於絨毛辨識反應至爲迅速，可提供親和性快速撿定之指標。榛子、錦葵科、菊科及旋花科等，屬孢子體型不親和性，亦呈乾性柱頭，其認定作用屬三核型雄配子體與柱頭交感反應，不親和性花粉被抑制於柱頭部位。一般認爲花粉外壁帶有Ｓ蛋白質，屬來自花藥滋養組織，授粉後很快釋放至絨毛，畜孢子體與孢子體間接之辨認反應。但也有例外，如禾本科及月見草雖符合上述組織特性，呈柱頭抑制型，而其不親和性遺傳爲屬配子體型。一般授粉後之生殖模式圖，常表達花粉管在絨毛表面生長，實際上多列細胞絨毛之薰苔屬及西番蓮科，是爲往中央內部生長。同時康乃爾大學Nasrallah研究群從轉殖之Ｓ基因，顯示在花粉內亦能表現，反應出配子體亦可能參予認定作用。

2.配子體型不親和性

濕性柱頭由絨毛組織分泌粘稠流體，花粉著落更刺激大量外分泌物淹埋花粉粒，提供發芽良好基質，因雄配子體與柱頭細胞未直接接觸，此類型作物大多屬配子體不親和性系統。同時花粉以雙核型居多，發芽時生殖細胞進行分裂，需要充足基質供分裂及花粉管生長。百合柱頭溢流物抹片，自花花粉粒可在半小時快速發芽與生長，並沒有抑制反應。Jahnen等(1989）由茄科抽出的Ｓ醣蛋白顯示能抑制花粉管生長。配子體型不親和性作物大多呈花粉管與花柱，交感作用，空腔型之番荔枝及椰棗，或實體型之酪梨、櫻桃、蘋果及梨等之引導組織，爲辨識雄配子體主要部位（Cresti等1980,Raff等1982)。不親和性之花粉管大部被抑制於花柱，一般很少超過2／3位置，抑制程度與等位基因型及花柱成熟度有關。花粉管壁內三層組織，最外爲微纖層，中間爲纖維素，內層爲 callose。不親和性花粉管在引導組織細胞間隔呈畸型生長，其管端內壁消失，外壁加厚，管質之粗內質網呈同心圓輪狀排列（deNettancorut 1977,Dumas等1984），抑制蛋白質合成，細胞質聚集許多0.2u的粒狀體，最後管端被裂，粒狀體散列於引導組織之細胞間隔，而無法將精細胞傳帶至胚珠。

3.晚期作用不親和性

有些作物自交造成排拒作用延遲發生於受精之前後，自交生殖障礙發生於子房內，統稱之晚期作用不親和性，依Seavey及Bawa(1986)將之分爲四類，子房抑制、胚珠抑制、結合子期排拒及未明不親和性。從Ｓ基因具組織專一性表現，其產物可能分佈於花粉管所經途徑，包括胎座表皮組織及胚珠，故受精前之認定作用，可能爲配子體不親和性之延伸。中國栗（Mukay 1943）及可可樹（Knight 1953)其親和性與不親和性花粉管在花柱內生長速率並沒差異，自交在胚囊內雖釋放雄配子，但未發生融合。配子體與胚珠交感作用，可可樹Ｓ等位基

因有顯隱性關係$S_1 > S_2 = S_3 > S_4 > S_5$。百合科之Gasteria及金針花等被認爲配子與配子（haplo-haplo)交感作用（deNettanurt 1977），自交同型配子無法融合。自交受精後不親和性如美國楓香（Liquidambar styraciflua)發生自交排拒，胚發育至4－6細胞，胚珠整齊退化掉(Schmitt及Perry 1962）。某些杜鵑種自交受精卵無法分裂，兩週內胚乳胚囊退化（Williams 1984)，此胚基因型與母本基因型交感作用，另稱之細胞質不親和性（somatoplastic sterility），其有兩種解說，被動之同質自交弱勢，造成幼胚致死，另爲自動自交認定排拒作用，此可從遺傳分析區分之。種間雜交非認同不親和性亦常發生於受精後，其被認爲多基因控制（Perez及Moore 1985, Cheteuet 1991)，並常有單向不親和性（unilateral incompatibility）現象，其除胚與母本基因型交感作用外，另可能有胚乳因素不平衡而造成胚壞死。

㈢不親和性分子生物學

早期Lewis (1952)報告月見草（Oenothera)花粉帶有Ｓ等位基因專一性之抗原。孢子體型不親和性之蕓苔屬作物依 Nasrallah等（1970）指出柱頭含Ｓ基因座專一性蛋白質，簡稱SLSG或Ｓ蛋白質。配子體型甜櫻桃Ｓ３及Ｓ４基因可檢定出對應之Ｓ３及Ｓ４蛋白質，該花柱蛋白質抽出物，具抑制體外培養花粉管之生長（Mau等1982)。Ｓ基因座所控制之蛋白質出現呈發育期專一性，大部份在開花前兩天活性漸增，開花時達最高活性。同時具組織專一性，配子體型SLSG僅限分佈於引導織細胞間隔之基質，及胎座之表皮細胞，與花粉管生長之途徑相符合，反之在柱頭表皮則活性很低。而孢子體型之SLSG活性則以花藥之絨毛組織及柱頭最強，但亦會出現於引導組織。SLSG出現之時間與空間之專一性，與辨識作用抑制雄配子體之位置相符合，故蕾期授粉或切柱處理，常可克服不親和性。配子體型SLSG分量 20,000-40,000，等電點較高 7-8，甜櫻桃Ｓ３及Ｓ４蛋白質爲 37,000-39,000Mr，PI爲 8.8（ Mau等1982,Gaudi等1987)。而孢子體型爲50,000－65,000Mr，在蕓苔屬爲分泌至絨毛表面。SLSG爲帶有醣基之醣蛋白質（glycoprotein），其組成氨基酸順序，分有保留區變異區及親水之信號區，保留區cysteine重複出現多達10個左右，可能與蛋白質之構型有關。醣化位置3－4處，其結合處呈特定共識三碼型Asn-X-Ser／Thr，因醣化爲轉譯後之修飾，反應出至少另有一 N－glycanase基因參與Ｓ基因作用。不同交替型Ｓ蛋白質其氨基酸組成在菸草種間達 51-61.2%之同源性，馬鈴薯Ｓ１及Ｓ２同源性高達95%，而菸草與矮牽牛間則有 45－55.2%相似性，顯示在配子體型親和性認定系統在作物間之演化上具共通性（Ebert等1989 Kaufmann等1991）。孢子體型油菜（B.campestris）與甘藍（B.oleracea）種間達 80%同源性，而與配子體型蛋白質幾無同源性，顯示兩認定系統在基因演化關係相當歧異化。

Ｓ蛋白質之保留及高變異區相互呈交錯分佈，與眞菌之ribonuclease相似（ McClure等1989），如三種茄科作物12個等位基因之Ｓ蛋白質，有 5區所帶41個保留性氨基酸，其中18個與 RNase T及RNase Rh相同，Ｓ蛋白質及ribounclease帶有二個histidine 對催化作用很

重要，4個cysteines參予結構硫鍵結合，親水基存蛋白核心中。 Ioerger等（1991）報告有12個氨基聚集在兩高變異化區，稱之爲 Hva及 Hvb。Clarke等（1991）提出自交不親和性細胞質毒性（cytotoxin)模式，花粉與花柱相同之Ｓ等位基因產物，花粉管對 S-RNase爲選擇性之吸收及敏感性，造成抑制轉譯作用及花粉生長因子之活性改變。

Ｓ基因 DNA順序其上游30及-114有TATA共識區，在61及-152另有 TCAAT共識區(Kaufmann等1991）。利用Ｓ基因之發動子（promoter）與 GUS廣播基因構築成新嵌鑲基因，確定配子體型Ｓ基因可在花粉及花柱引導組織表現，而孢子體型的發動子可在花藥滋養組織(tapetum)及柱頭表現（Sato等1991）。另利用蕓苔屬Ｓ等位基因之之發動子與Dipthera毒性 A基因接合，轉殖至菸草或阿拉伯芥菜，可造成花器構造及稔性之改變，間接證明其在花藥及雌蕊專一性表現，並有助應用於花器生長發育之調節。Toriyama等（1991）以油菜Ｓ基因藉農桿菌媒介轉殖至相關種，可擾亂花粉與柱頭之自交不親和性，甚至有些Ｓ基因轉移植株成爲自交親和性。不親和性分子生物學的研究進展甚爲快速，其參試材料雖以草本模式作物爲主，可預期在木本果樹將有實用之參考性。

參 考 文 獻

1. Arasu,N.T. 1970. Self-incompatibility in Ribes. Euphytica 19:373-378
2. Bawa,K.S.and J.H.Beach 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest.Amer.J.Bot.70:1281-1288
3. Brebaker,J.L.and D.D.Gorrez 1967.Genetics of self-incompatibility in the monocot genera Ananas (pineapple) and Gasteria.Amer.J Bot. 54:611-616
4. Bose,T.K.and S, K. Mitra. 1990. Fruits:Tropical and subtropical. Naya Prohash, Calcutta.
5. Broothaerts,W.,P.Vanvinckenroyey., B.Decock., J. van Danne and J.C,vendrig. 1991. Petunia hybrida S-protein: Ribonuclease activity and the role of their glycan chains in self-incompatibility. Sex P1.Reprod. 4:258-266
6. Campbell, A.I and C.N.D.Lacey, 1982. Induced mutant of Cox's orange pippin apple with increased self-incompatibility. Euphytica 31:469-475
7. Cresti,M.,E.Ciampolini and S.Sansavini. 1980. Ultrastructural and histochemical features of pistil of Malus communis:The stylar transmitting tissue. Sci.Hort. 12 : 327-337
8. De Nettancourt, K. 1977. Incompatibility in angiosperms. Springer-Verlag,Berlin.
9. Dumas, C., R.B.Knox and T.Gaude. 1984. Pollen-pistil recognition:New concepts from electron microscopy and cytochemistry. Intl.Rev.Cytol.90:239-272

10. Ebert, P.R., M.A.Anderson., R.Bernatzky and A.E.Clarke. 1989. Genetic polymorphism of self-incompatibility in flowering plants. Cell 56:255-262

11. Frankel, R.and E.Galun. 1977. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Springer-Verlag, Berlin.

12. Gaudi, T.and C.Dumas 1987. Molecular and cellular events of self-incompatibility . Intl. Rev. Cytol. 107:333-336

13. Ho, W.F.and C.T.Shii 1986. Incompatibility system in passion fruit (passiflora edulis).Acta Hort.194: 31-36

14. Ioerger, T.R., J.R.Gohlke., B.Xu and T.H.Kao 1991. Primary structural features of the self-incompatibility protein in Solanaceae. Sex.Pl.Reprod.4:81-87

15. Jahnen, W., W.M.Lush and A.E.Clarke. 1989. Inhibition of in vitro pollen tube growth by isolated S glycoproteins of Nicotiana alata. Plant Cell 1:501-510

16. Kaufmann, H., F.Salamini and R.D.Thompson. 1991. Sequence variability and gene structure of the self-incompatibility locus of Solanum tuberosum. MGG 266: 457-466

17. Knight, R.and H.H.Rogers. 1953. Incompatibility in Theobroma cacao.Heredity 9:69 -77

18. Lapins, K.O. 1974. Compact stella sweet cherry. Can.J.Plant Sci.54:849-850

19. Lewis, D.and L.K.Crowe 1954. The induction of self-fertility in tree fruits. J.Hort.Sci.29:220-225

20. Mau, S.L., J.Raff and A.E.Clarke. 1982. Isolation and partial characterization of components of Prunus avium L. styles, including S-allele-associated antigenic glycoprotein. Planta 156:505-516

21. McClure, B.A. 1989. Style self-incompatibility gene products of Nicotiana alata are ribonuclease. Nature 3527-2532

22. Mckay, J.W. 1942. Self-sterility in the chinese chestnut (Castanea mollissima). Amer.Soc.Hort.Sci.Proc. 41:156-160

23. Mehlenbacher, S.A.and M.M.Thompson. 1988. Dominance relationships among S-alleles in Corylus avellana L. TAG 76: 669-672

24. Moore, J.N.and Ballington. Jr. 1991. Genetic resources of temperate and nut crops. Intl.Soc.Hort.Sci. Wageningen.

25. Mulcahy, K.L.and G.B.Mulcahy. 1983. Gametophytic self-incompatibility. Science 220:1247-1251

26. Nakanishi, T.M., N.Saeki., M.Maeno and T.Tchii. 1991. Ultrastructural study on the stylar transmitting tissue in Japanese pear. Sex. Pl.Reprod.4:95-103

27. Nasrallah, M.E. , J.T.Barber and D.H.Wallace 1970. Self-incompatibility proteins in plants:Detection, genetics and posssible mode of action. Heredity 25:23-27

28. Nasrallah, J.B., T.H.Kao. , M.L.Goldberg and M.E. Nasrallah. 1985. A cDNA clone encoding an S-

locus-specific glycoprotein from Brassica oleracea. Nature 318:162- 267

29. Perez, S.and J.N.Moore 1985. Prezygotic endogenous barriers to interspecific hybridization in Prunus. J.Amer.Soc.Hort.Sci. 110:267-273
30. Raff, J.W., R.B.Knox and A.E.Clardi 1982. Style and S-allele associated antigens of Prunus avium. Planta 153: 124-129
31. Sato, T., M.K.Thorsness., M.K.Kandasamy and T.Nishio. 1991. Activity of an S-locus gene promoter in pistil and anther of transgenic Brassica. Plant cell 3:867- 876
32. Samson, J.A. 1982. Tropical fruits. Longman, London.
33. Seavey, S.R. and K.S.Bawa. 1986. Late-acting self-incompatibility in angiosperms. Bot.Rev. 52:195-219
34. Sedgley, M.and M.A.Blesing 1983. Developmental anytomy of the avocaedo stigma papilla cells and their secretion. Bot.Gaz. 144:185-108
35. Toriyama, K., J.C.Sten., M.E.Nasrallah and J.B. Narrallah 1991.Transformation of Brassica oleracea with an S-locus gene from B.Campestris changes the self-incompatibility phenotype. TAG 81:769-776
36. Uwate, W.J.and J.Lin 1981. Development of the stigmatic surface of Prunus avium L. Am.J.Bot. 68: 1165-1176
37. Visher, T.and C.M.Marcacci. 1986. The performance of double or mixed pollination with compatible and self-incompatible or in congrous pollen of pear and apple. Euphytica 35:1011-1015
38. Vithanage, H.I.M.V. 1984. Pollen-stigma interaction: Development and cytochemistry of stigma papillae and their Secretion in Annona sequamosa. Ann.Bot. 54:153-167
39. Westwood, M.N. 1978. Temperate-zone pomology. W.H.Freeman and Campany, San Franscisco.
40. Willams, E.G., V.Kaul.,J.L.Rouse and R.B.Knox 1984. Apparent self-incompatibility in Rhododendron ellipticum. R.amamiense:A post-zygotic mechanism. Incomp. Newsletter 16: 10-11
41. Yamashita, k.1980. Studies on self-incompatibility of Hassadu(Citrus hassaku hort .ex Tanaka) .J. Japan. Soc.Hort.Sci 49:49-56

摘　　要

生殖作用授粉及受精是爲果實生產之先決條件。多年生果樹其遺傳組成特性，爲個體高異質性及族群非均一性。其乃藉由異交育種，開放基因交流管道，充實遺傳變異性，增强抗耐適應性，及避免自交弱勢，此對多年性木本物種之生存與生長是爲重要依據，並擴大可利用之遺傳資源。異交育種控制模式可分爲兩大途徑，包括授粉前花性多態型表現，及授粉後不親和性遺傳。果樹作物種花性配置，以個體而言，可分有兩性株，雌雄異花同株，雌性株，雄性株，雄花兩性同株，雌花兩性同株，三性株及雜性族群，另有雌雄異型及雌雄異熟等，此性別時空隔絕表現，皆有助其進行異花授粉，達成異交育種。由於花性分化具適應調節之可塑性，往往偏向較高之雄性表現，及異交花粉傳送高效率媒介之需求，顯示生態環境條件對果實之量產仍佔相當重要之角色。

授粉後花粉與雌蕊發生一系列之交感作用，是爲植物生殖生長特有之主動辨識選拔策略，排拒同基因型之雄配子，特別對雌雄同花，爲促成其異交最有效系統。果樹種自交不親和性之遺傳控制模式及分佈頻率，依順分爲配子型自交不親和性，孢子體型自交不親和性，異柱型自交不親和性，及晚期作用自交不親和性，分別在受精前後於不同部位抑制同型雄配子體，以確保異交。配子體型及孢子體型之主要辨識S基因分子遺傳研究業有重大進展，兩系統S基因之發動子具不同發育調節性及組織專一性表現，其基因產物S醣蛋白質具有核酸解梅之活性。S等位基因選殖可改變轉型株之辨識能力，此對授粉後不親和性之調控發展應用將有很大之助益，同時S基因之專一性發動子構築嵌鑲基因，將可直接應用控制花器構造。

討　　論

施昭彰：自交不親合的花粉是否能誘使產生荷爾蒙而促使單爲結果？

許圳塗：單爲結果，有些作物可以刺激物誘引荷爾蒙分泌，抑制離層發生，助使子房膨大，但是沒有改變它的受精率。不親合性花粉是否能促使單爲結果，視作物種而定，百香果則否，另即使單爲結果仍無經濟效益。

張清勤：配子体型自交不親和在育種上有何利用性？

許圳塗：無論配子体型或孢子体型自交不親和性，有助維持異交及遺傳異質性與生長優勢，在育種利用上可省去雄操作，普遍應用於F1雜交種子生產。

陳敏祥：花粉刺激雌蕊致果實子房膨大的機制如何？

許圳塗：植物許多生長反應依賴外來的訊號，花粉接觸及釋放傳帶物質，刺激微電流上昇，分泌代謝活化，膨壓改變，抑制離質發生，是爲促使子房膨大重要致因；反之，若不親合性花粉則無上述之反應。受精作用亦爲膨大重要因素，子房膨大指標與受精率呈正比關係。

許圳塗：自交不親和性有幾個界限，以百香果爲例，其孢子体型自交不親合性具非常嚴格的管制作用，因爲花粉在第一關絨毛發生辨認作用，同時柱頭引導組織亦參予辨識。但是事情總難萬無一失，有時也會被逃避過關。自交不親合性受精率則並不一定全部是0 ，但是就算你有5% 或 10% 受精並不一定還能結果。百香果具有二百個以上胚珠，至少估算要30% ，才有可能結實，但果實小。

許圳塗：花粉與雌蕊交互作用反應受基因型、濃度、時間與環境等因素影響相同基因型花粉有些並不一定能夠被抑制到，因爲每一朵花或每一時期就算醣蛋白質濃度差也不一定非常整齊，有些花粉所帶的認定物質濃度及性質或新合成物因環境造成差異，親和性程度也會隨之而改變。親合性程度依受精率可以分成完全親合或部份親合。另孢子体型遺傳，有些亦會有正反交差異性。

許圳塗：假如是胚的夭折，那是屬於受精後的親和性問題，或稱晚期不親合性。受精後母体與受精卵的交互作用，或胚乳因素不平衡，致使胚發育中止。大部分發生於種間雜交，雖然授粉受精正常，依親緣性胚可能在不同發育期停止生長。雜交種像櫻桃，有些栽培種其胚亦會發生胚壞死問題，此等性質不親合性，可採用未成熟胚培養而挽救之。

圖　版　說　明：園藝作物雌蕊組織解剖構造特性與親和性認定系統關係

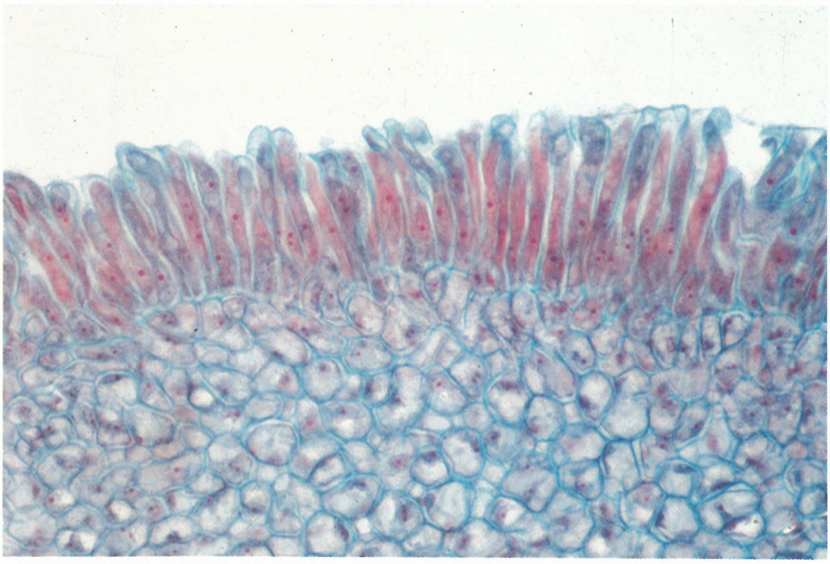

圖1. 梨雌蕊柱頭表層剖面構造。
濕性柱頭，單列細胞絨毛，柱頭引導組織細胞間隔厚。
親和性辨識反應位置為在花柱引導組織。

Fig.1 Histological features of pear stigma characterized uniseriate papillae and solid transmitting tissue with thickening intercellular space.

圖2. 百香果柱頭表層剖面構造及授粉後24小時情形。
乾性柱頭，複列細胞絨毛。不親和性花粉受制於絨毛組織，由絨毛辨識反應2小時內便可檢定出其親和性。

Fig.2 Histological structure of passion fruit stigma composed of multiseriate papillae with dry type served as primary site for recognition of sporophytic incompatibility.

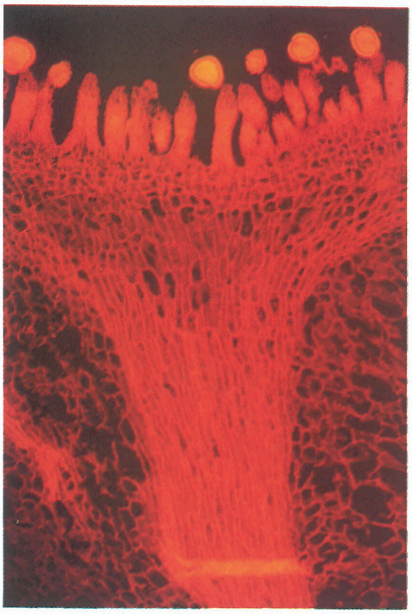

圖3. 百香果雌蕊引導組織構造特性。
實體引導組織呈漏斗型，花柱部位細胞呈長條型。不親和性之花粉管很少出現於引導組織。

Fig.3 Funnel pattern of ttrnsmitting tissue in passion fruit demonstrated cell shape difference in the pathway.

圖4. 百合雌蕊中空型引導組織及花粉管伸長情形。
中腔外圍具分泌作用之腔細胞，及擔任配子體型親和性辨識作用位置。內部絲狀體爲親和性之花粉管。

Fig.4 Hollow type of conducting tissue in lily lining with canal glandular cells active in excretion and gametophytic recognition function. The compatible pollen tubes pass through the stylar canal.

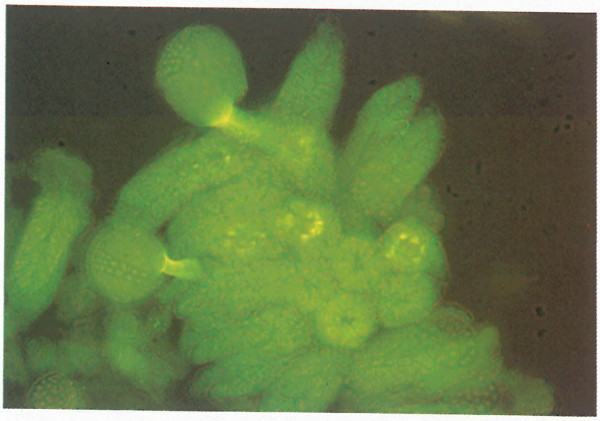

圖5. 百香果花粉與絨毛組織孢子体型交感作用反應。
絨毛與花粉粒一對一接除觸辨識，花粉管由絨毛頂端穿入。不親和性花粉易脫落，絨毛出現環狀螢光物圈。

Fig.5 Sporophytic incompatible response in one to one matching between pollen and papilla after selfed-pollination and appearance of fluoresence callose ring and retarded tube.

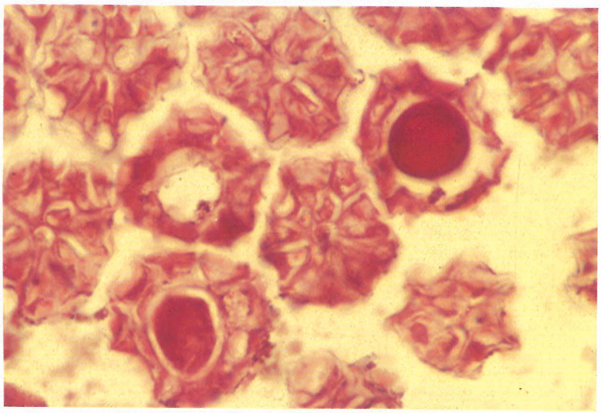

圖6. 百香果乾型柱頭絨毛組織橫切面圖。
細胞呈同心放射狀排列，細胞質濃，細胞間隙厚。花粉管伸長穿經細胞群中心間隙。

Fig.6 Cross section in papillae of passion fruit.
Pollen tube penetrated through the central intercellular space.